

Aspectos ecológicos de la regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, Argentina

Ecological aspects of regeneration from seeds of *Nothofagus antarctica* native forest in Southern Patagonia, Argentina

Héctor A Bahamonde ^{a,b,*}, Pablo L Peri ^{a,b,c}, Lucas H Monelos ^b, Guillermo Martínez Pastur ^{c,d}

*Autor de correspondencia: ^a Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), cc 332, (CP 9400) Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina, tel./fax: 54-2966-442014, habahamonde@correo.inta.gov.ar

^b Universidad Nacional de la Patagonia Austral (UNPA), Argentina.

^c Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

^d Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Argentina.

SUMMARY

The aims of the present study were to quantify the annual seed production and its viability in pure stands of *Nothofagus antarctica* (ñire) grown in three sites, and to evaluate the establishment and mortality of seedling after seeds fall in Southern Patagonia (Argentina). Seed production was sampled using 4 traps in each site during five consecutive years (2004-2008). From this, seed viability and germination were evaluated. In each site, permanent sampling plots were set up for seedling establishment and mortality measurements. Seed production varied from 2 to 52 millions seeds ha⁻¹ being higher in better site quality stands. The number of days with air temperature below 0 °C during the period before flowering explained 42 % of the seed production variation from the sites and years evaluated. Germination varied between sites, being less than 12 % and independent from seed production. Seedlings establishment only occurred in two years with a maximum value of 185,000 seedlings ha⁻¹ but with high mortality at the end of the growing season. We concluded that regeneration from seeds in the years and sites evaluated was not successful. Therefore, a longer period of evaluation is needed to assess the regeneration process in these forests.

Key words: seeding, seedling installation, ñire, between years variation.

RESUMEN

Los objetivos de este estudio fueron cuantificar la producción anual de semillas y su viabilidad germinativa en rodales puros de *Nothofagus antarctica* (ñire) desarrollándose en tres calidades de sitio, y evaluar el establecimiento y mortalidad de plántulas después de la semillación en Patagonia Sur (51° S, Argentina). La producción de semillas se evaluó con cuatro trampas de captura en cada sitio durante cinco años (2004-2008), determinándose viabilidad y germinación. En cada sitio, se instalaron parcelas permanentes de muestreo para cuantificar la incorporación y supervivencia de plántulas. La producción de semillas por hectárea varió desde dos hasta 52 millones con una tendencia a producir más semillas en los sitios de mejor calidad. El número de días con temperaturas del aire por debajo de 0 °C en el periodo previo a la floración explicó el 42 % de la variación en la producción de semillas en los sitios y años evaluados. La germinación varió entre sitios siendo independiente de la producción de semillas, no superando el 12 % de promedio en todos los años evaluados. Sólo hubo incorporación de plántulas en dos de los años evaluados con un máximo de 185.000 plántulas por hectárea siendo nula la supervivencia de las plántulas al final de la estación de crecimiento en la mayoría de los casos. Se concluyó que, en los sitios y años evaluados, la regeneración a través de semillas no fue exitosa y se considera necesario continuar evaluando distintos aspectos ecológicos ligados al proceso de regeneración en periodos más largos de tiempo.

Palabras clave: semillación, instalación de plántulas, ñire, variación interanual.

INTRODUCCIÓN

Nothofagus antarctica (G. Forster) Oerst. (ñire) se extiende latitudinalmente desde los 36° 30' hasta los 56° 00' S y altitudinalmente desde el nivel del mar hasta los 2.000 m s.n.m. (Veblen *et al.* 1996). Es la especie que alcanza la mayor amplitud ecológica de los *Nothofagus spp.* sudamericanos (Donoso *et al.* 2006a), y adopta distintos morfotipos según el ambiente en el que se

desarrolla (Ramírez *et al.* 1985, Premoli 1991). En la Patagonia Sur argentina, existen cerca de 99.000 ha de bosque de *N. antarctica* tipo arbóreo en la provincia de Santa Cruz (Peri 2004) y 181.370 ha en Tierra del Fuego (Collado 2001), distribuidas en un amplio rango de condiciones ambientales. Se han realizado varios estudios en bosques de *N. antarctica* relacionados con aspectos ecológicos y productivos (Gallo *et al.* 2004, Peri *et al.* 2005, 2006ab, 2008, Moretto *et al.* 2006, Navarro Cerrillo

et al. 2008), pero pocos incluyen aspectos de la ecología de la regeneración de *N. antarctica* en la Patagonia Sur (Soler Esteban *et al.* 2010), a diferencia de lo que ocurre con la lenga (*Nothofagus pumilio* (Poep. *et* Endl) Krasser) (Mascareño 1987, Cuevas 2000, Martínez Pastur *et al.* 2004, 2008). Esto implica un vacío importante en el conocimiento respecto de la continuidad del estrato arbóreo de *N. antarctica* a través de la regeneración por semillas. La regeneración del bosque es un proceso dinámico que incluye distintas etapas, desde la floración hasta la instalación y supervivencia de plántulas, y cuyo éxito final dependerá de distintos factores bióticos y abióticos que incidirán en cada etapa del proceso (Pulido y Díaz 2005, Martínez Pastur *et al.* 2008), pudiendo estos factores variar temporal y espacialmente. En Tierra del Fuego, Martínez Pastur *et al.* (2008) y Soler Esteban *et al.* (2010) detectaron diferencias en la producción de flores entre distintas estructuras forestales en bosques de *N. pumilio* y *N. antarctica*, respectivamente, lo cual estaría asociado a factores abióticos. También se sabe que en especies de *Nothofagus spp.* sudamericanos hay una importante pérdida de semillas por caída de frutos inmaduros, depredación predispersión de semillas principalmente por insectos y aves (Donoso 2006) y por depredación posdispersión por mamíferos (Pulido y Díaz 2005). Asimismo hay antecedentes que indican que la instalación y supervivencia de regeneración de *N. pumilio* están influenciadas por la estructura del rodal (Rosenfeld *et al.* 2006), características del micrositio (Heinemann *et al.* 2000) o historia de uso (Alauzis *et al.* 2004), entre otros factores.

Por otro lado, la calidad de un sitio forestal estará definida por la suma de todos los factores ambientales que interactúan y determinan su capacidad productiva (Daniel *et al.* 1982). Wardle (1984) presenta información acerca de la relación entre calidad de sitio y la producción y calidad de semillas en *Nothofagus spp.* de Nueva Zelanda. Asimismo, Martínez Pastur *et al.* (1994) encontraron una relación inversa entre parámetros ligados a la calidad forestal (altura dominante, volumen) y la altitud de bosques de *N. pumilio* en Patagonia argentina, mientras que también existen antecedentes que indican una relación inversa entre la altitud y aspectos ligados a la regeneración de la especie (producción y calidad de semillas, instalación y supervivencia de plántulas) (Cuevas 2000, González *et al.* 2006).

No obstante, para *N. antarctica* no se conocen antecedentes que relacionen la calidad del sitio forestal con sus aspectos ligados a la regeneración, tales como cantidad y calidad de semillas, instalación y supervivencia de plántulas a través del tiempo. Por ello, en este trabajo se plantea la hipótesis que la producción y viabilidad de las semillas de *N. antarctica*, así como también la instalación y la sobrevivencia de plántulas, estarán influidas por la calidad de sitio y la variación climática interanual. Por lo anterior, los objetivos de este trabajo son: a) cuantificar la

producción anual de semillas y su viabilidad germinativa en tres rodales de bosque de ñire desarrollándose en distintas calidades de sitio y b) evaluar el establecimiento y mortalidad de plántulas después de cada periodo de semillación durante cinco años.

MÉTODOS

Sitios de muestreo. Se seleccionaron tres rodales puros de bosques primarios coetáneos de *N. antarctica* ubicados en la provincia de Santa Cruz creciendo en diferentes calidades de sitio. Para determinar la calidad de sitio de los bosques de *N. antarctica* se utilizó la clasificación propuesta por Lencinas *et al.* (2002) basada en la altura media de los árboles dominantes, donde las mayores alturas se corresponden con sitios de mejor calidad. Los rodales muestreados fueron: en la estancia Cancha Carrera, uno con clase de sitio II (altura dominante final entre 10 y 12 m), ubicado sobre una ladera de exposición Este (51° 13' 21" S - 72° 15' 44" O), y otro de clase de sitio IV (altura dominante final entre 6 y 8 m), ubicado en una posición de media ladera con exposición Este (51° 13' 22" S - 72° 15' 32" O); y en la estancia Tres Marías un rodal con clase de sitio V (altura dominante final menor a 6 m), ubicado en un terreno ondulado lindando con la estepa (51° 19' 05" S - 72° 10' 47" O). El uso histórico de los rodales estudiados ha sido el de ganadería ovina extensiva desde principios del siglo XX. En la estancia Cancha Carrera el ensayo se instaló en el potrero "Ruca", utilizado en invierno con una carga promedio de 1,6 ovinos hectárea⁻¹ correspondientes a ovejas madres. En la estancia Tres Marías el ensayo se ubicó en el potrero "Consumo", siendo éste usado sólo en verano como un sitio de contención de ovinos de manera esporádica (desde 2 a 15 días) de acuerdo a las tareas de manejo que se realizan en la estancia (esquila, señalada, etc.).

El clima corresponde al templado frío húmedo andino, que se caracteriza por temperaturas medias anuales entre 5,5 y 8,0 °C y precipitaciones (pluviales y nivales) que varían entre 400 y 800 mm año⁻¹ (Soto 2004), con un gradiente ambiental (Oeste – Este) que hace que el rodal de clase de sitio V presente un régimen hídrico menos favorable, en comparación con los otros dos rodales, con precipitaciones más escasas y mayores velocidades de viento (Bahamonde *et al.* 2009), lo cual es consistente con su ubicación en el límite con la estepa (figura 1).

Caracterización del estrato arbóreo. En cada sitio de muestreo se realizó una caracterización del estrato arbóreo a partir de tres parcelas circulares de 500 m² distribuidas al azar, en las cuales se midieron el diámetro normal a 1,3 m (DAP), la altura total (medida con clinómetro y cinta), la cobertura de copas (medida con copímetro de espejo cóncavo; Lemmon 1957) y la cobertura del sotobosque (medida en parcelas de 1 m² con una red de 25 puntos). A partir de los datos de las parcelas se calculó el área basal y la densidad

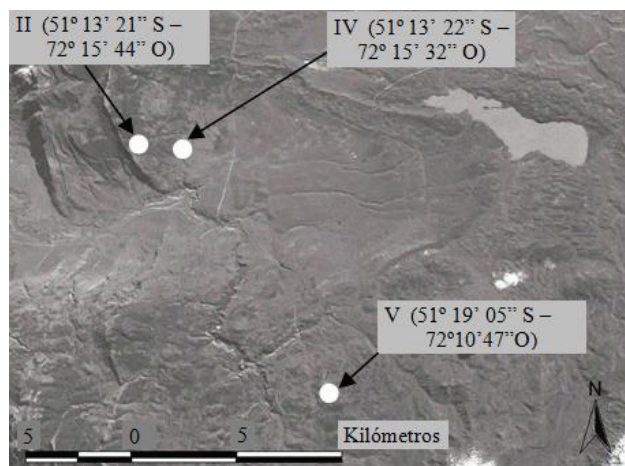


Figura 1. Ubicación de los tres rodales evaluados en distintas clases de sitio: II, IV y V; Santa Cruz, Argentina.

Location of *Nothofagus antarctica* studied stands grown at different site classes in Santa Cruz province, Argentina: II, IV, V.

de los rodales. Para el cálculo de volumen de los árboles se usaron las ecuaciones propuestas por Lencinas *et al.* (2002) para distintas clases de sitio de bosques de *N. antarctica*.

Caracterización del microclima. Las temperaturas del aire y del suelo, y la humedad relativa del aire se midieron en forma continua cada dos horas (entre junio de 2004 y junio de 2008) en cada rodal. Los sensores de temperatura del aire y humedad relativa se colocaron a una altura de 1 m del nivel del suelo dentro de una caseta que permite el paso del aire y que además tiene función de protección. La temperatura del suelo se midió mediante termómetros de suelo (HOBO Modelo TMC50-HA, USA) instalados en los primeros 5 cm del suelo. Con los registros de cada rodal se obtuvieron promedios mensuales. Los datos fueron almacenados mediante *data-loggers* (HOBO H8 Family, Onset Computer Corporation, USA).

Producción de semillas. Para cuantificar la producción de semillas se instalaron cuatro trampas de captura de 1 m² (a 50 cm de altura sobre el suelo) distribuidas al azar en cada sitio de muestreo; fueron confeccionadas con tela de media sombra y bastidores de madera que han demostrado ser adecuadas para tal fin (Martínez Pastur *et al.* 2004). Se colectó el material de las trampas en forma mensual durante el periodo de caída de semillas para estas latitudes (febrero – mayo) entre los años 2004 y 2008. Las muestras se expresaron en número de semillas por unidad de superficie.

Calidad de las semillas. Las semillas fueron pesadas en balanza analítica ($\pm 0,001$ g) para determinar el peso de 1.000 semillas. De cada muestra se seleccionaron 40 semillas para clasificarlas de acuerdo a la presencia del endosperma y embrión en llenas y vacías. Posteriormente

se efectuó un análisis de viabilidad. Las semillas se embebieron en agua estéril durante 48 horas y se extrajo el pericarpio, realizando la prueba de viabilidad en las semillas llenas. Los contenidos fueron tratados con trifeniltetrazolium al 1 % durante 48 horas y en oscuridad (Moore 1966). Semillas viables fueron aquellas que presentaron coloración roja en la zona embrionaria debido a un proceso de reducción que tiene lugar en las células vivas.

Para cuantificar el porcentaje de germinación de las semillas se tomaron al azar de tres a cinco muestras de 100 semillas de cada sitio dependiendo de la disponibilidad de semillas de cada año. En primer lugar se hizo una estratificación de las semillas seleccionadas, manteniéndolas a 4 °C durante 60 días (Premoli 1991). Posteriormente las semillas estratificadas fueron puestas en una cámara de germinación según las normas ISTA (1999) para *Nothofagus spp.*, durante un periodo de 60 días. El conteo de plántulas (considerándose como tales aquellas con los dos cotiledones desplegados) se realizó cada dos días.

Regeneración. Para cuantificar la incorporación de plántulas en cada sitio de muestreo, se instalaron cuatro parcelas permanentes de 1 m² construidas con marcos de hierro (1x1 m) y subdivididas en cuatro cuadrantes (NE, NO, SO, SE) para facilitar la ubicación de cada individuo encontrado en coordenadas X-Y. La mitad de las parcelas permanentes fueron clausuradas con malla de alambre octogonal a fin de aislar el efecto de la ganadería sobre la regeneración. En cada parcela se efectuaron censos al inicio (diciembre) y final (abril) de cada periodo de crecimiento, midiendo el número de plántulas incorporadas y la tasa de mortalidad de cada periodo. Se consideró el mes de diciembre como inicio de instalación de plántulas debido a que observaciones previas en los rodales estudiados indicaron que no existían plántulas en fechas anteriores.

Análisis estadístico. A fin de evaluar los parámetros estructurales de cada rodal se aplicaron ANOVA y la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$) para separar medias. Para evaluar la producción de semillas y su tamaño (peso de 1.000 semillas) se realizaron ANOVA con medidas repetidas; la clase de sitio fue el factor intersujetos y los años de muestreo el factor intrasujetos (Livacic-Rojas *et al.* 2006). Para la separación de medias se usó la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). Con el fin de determinar cuáles podrían ser los factores ambientales de mayor influencia en la variación de la producción de semillas entre años y sitios, se realizaron regresiones lineales simples usando los factores ambientales medidos (temperaturas del aire y del suelo, y humedad relativa del aire) como variables independientes. Para la calidad de semillas (porcentajes de: semillas llenas, viables y germinación) se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (por no tener distribución normal), analizando cada año por separado, y la prueba U de Mann-Whitney cuando hubo diferencias significativas entre medias. A fin

de evaluar si existían asociaciones entre la producción de semillas y los parámetros de calidad evaluados se realizaron análisis de correlación de Spearman. Para todos los análisis estadísticos se usó el *software* SPSS 11.5.

RESULTADOS

Estrato arbóreo y microclima. Los parámetros estructurales presentaron cambios de acuerdo a las clases de sitio de los rodales analizados (cuadro 1). La densidad de los rodales fue mayor en los sitios de menor calidad (de II a V). Sin embargo, esta diferencia en la densidad no implicó cambios en la cobertura del dosel superior. La diferencia en las clases de sitio se tradujo en diferencias de las existencias de los rodales expresadas en un rango de volumen total desde 141 m³ ha⁻¹ (V) a 418 m³ ha⁻¹ (II).

En general los valores medios de temperatura de aire y humedad relativa del aire fueron similares entre sitios, no obstante las temperaturas del aire variaron entre años principalmente en la época invernal (figura 2). En el caso de la temperatura del suelo fue levemente inferior en el rodal de clase de sitio V.

Producción de semillas. La producción de semillas varió entre años ($P = 0,034$), interactuando significativamente con las clases de sitio ($P = 0,005$) (figura 3A). La producción de semillas fue muy variable, con promedios desde dos hasta 52 millones de semillas ha⁻¹. Es destacable la alta producción de semillas encontrada en el año 2005 donde los rodales de clases de sitio II y IV produjeron 52 y 43 millones de semillas ha⁻¹, respectivamente. El promedio de producción de semillas fue de 10, 20 y 21 millones de semillas ha⁻¹, para calidades de sitio V, IV y II, respectivamente.

En el análisis del patrón temporal de la caída de semillas no se detectaron diferencias en la distribución mensual entre años y clases de sitio, por lo cual se presentan los valores promedio (figura 3B). La caída de semillas fue máxima en los meses de febrero y marzo en los tres rodales alcanzando un 80 % del total de la caída del periodo estudiado (febrero-mayo).

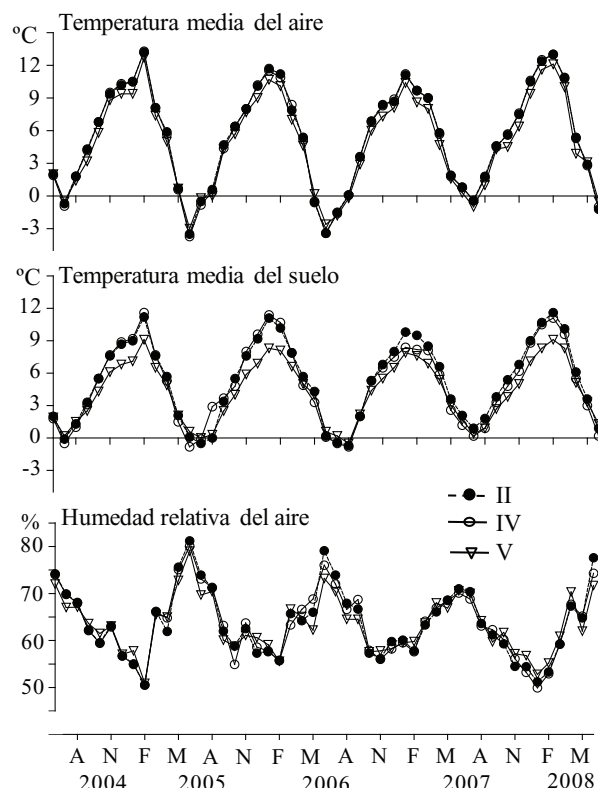


Figura 2. Valores promedios mensuales de temperaturas del aire y del suelo (5 cm de profundidad), y humedad relativa del aire, entre junio de 2004 y junio de 2008 en los tres rodales de *Nothofagus antarctica* evaluados. Clases de sitio: II, IV y V. F: febrero, M: mayo, A: agosto, N: noviembre.

Mean monthly air and soil temperatures (5 cm depth), and relative air humidity between June 2004 and June 2008 of *Nothofagus antarctica* stands grown at the site classes studied (II, IV, V). F: February, M: May, A: August, N: November.

Calidad de semillas. El peso de las semillas, que se vincula principalmente con el tamaño de las mismas, no mostró diferencias significativas entre años ($P > 0,05$). En las comparaciones entre sitios en cada año evaluado, los años 2004 y 2008 mostraron que las semillas provenientes del

Cuadro 1. Parámetros estructurales medios de los rodales de *Nothofagus antarctica* en tres clases de sitio*.

Main dasometric parameters of *Nothofagus antarctica* stands grown at three site classes*.

Clase de sitio	HD (m)	Cobertura árboles (%)	Cobertura sotobosque (%)	N (individuos ha ⁻¹)	DAP (cm)	AB (m ² ha ⁻¹)	Dom (%)	Cod (%)	Int (%)	Sup (%)	Vol (m ³ ha ⁻¹)
II	11,7a	75a	46ab	746b	32,0a	63,6a	26ab	25a	26a	23b	418a
IV	7,2b	85a	35b	895a	24,8ab	57,8ab	33a	23a	27a	17b	276b
V	5,0c	80a	50a	962a	19,8b	43,5b	21b	28a	22b	29a	141c

*Clases de sitio de acuerdo a Lencinas *et al.* (2002). HD: altura media de los árboles dominantes; DAP: diámetro normal a 1,3 m; AB: área basal; Dom: árboles dominantes; Cod: árboles codominantes; Int: árboles intermedios; Sup: árboles suprimidos; Vol: volumen. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre clases de sitio.

*Site classes based on Lencinas *et al.* (2002). HD: average height dominant trees, Cobertura árboles: crown closure, Cobertura sotobosque: understory cover, N: tree density, DAP: diameter at breast height, AB: basal area, Dom: dominant trees, Cod: co-dominant trees, Int: intermediate trees, Sup: suppressed trees, Vol: volume. Different letters in the same column indicates significant difference among site classes ($P < 0.05$).

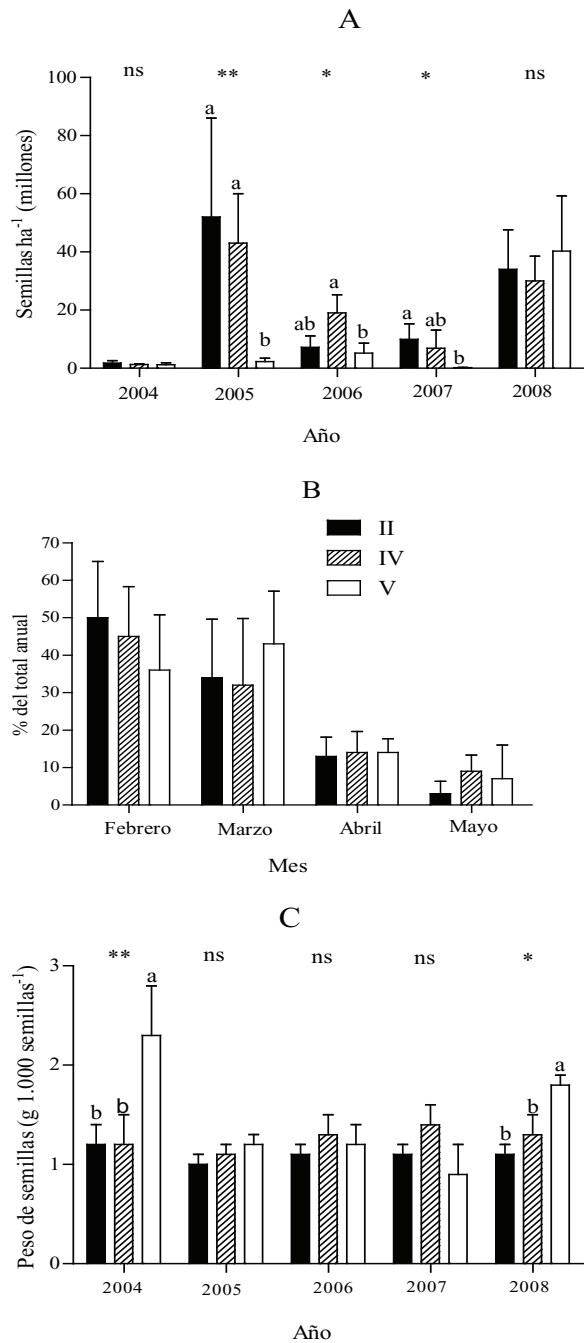


Figura 3. A) Producción anual de semillas (semillas ha⁻¹); B) distribución mensual (promedio del período) de la caída de semillas en porcentaje del total anual y C) peso de semillas (g 1.000 semillas⁻¹) en bosques de *Nothofagus antarctica* en tres clases de sitio (V, IV, II) durante cinco años (2004-2008). Las barras representan el desvío estándar de las medias. Letras distintas entre clases de sitio para un mismo año indican diferencias estadísticamente significativas: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ns: no significativo.

A) Annual seed production (seeds ha⁻¹), B) monthly distribution (mean of period) of seeds fall (expressed as a percentage of total annual seed production) and C) seed weight (g 1,000 seeds⁻¹) in *Nothofagus antarctica* stands grown at three site classes during five years (2004-2008). Bars represent standard deviation of the means. Lower case letters indicate significant differences among sites for one particular year: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ns: not significant.

rodal de clase de sitio V fueron las más pesadas que en los rodales de mayor calidad, alcanzando 2,3 y 1,8 g 1.000 semillas⁻¹, respectivamente (figura 3C).

Tanto los valores de semillas llenas como viables no presentaron diferencias ($P > 0,05$) entre años (la viabilidad del año 2004 no se incluyó debido a falta de semillas) (cuadro 2). Al comparar cada año por separado a través de pruebas no paramétricas tampoco se encontraron diferencias entre clases de sitio debido a su alta variabilidad interna.

Los porcentajes de germinación de semillas provenientes de los rodales variaron dependiendo de las calidades de sitio y del año (cuadro 3). Por ejemplo, en el año 2007 las mejores clases de sitio (II y IV) presentaron mayores valores de germinación, mientras que en los años 2005 y 2008 las semillas colectadas en la clase de sitio V fueron las de mayor germinación (cuadro 3). El análisis de correlación de Spearman entre diferentes parámetros de calidad y producción de semillas mostró que la germinación de las mismas estaba positivamente correlacionada con su viabilidad ($r = 0,76$; $P < 0,01$). Asimismo se encontraron correlaciones positivas entre la cantidad de semillas producidas y el porcentaje de semillas llenas ($r = 0,57$; $P < 0,05$) y viables ($r = 0,58$; $P < 0,05$).

Del análisis de regresión lineal entre variables ambientales y producción de semillas surgió que el número de días con temperaturas del aire bajo cero entre junio y agosto (previo a la floración) fue el factor ambiental que explicó la mayor parte de la variación en la posterior producción de semillas (figura 4). Es necesario indicar que el modelo obtenido se basa en un rango de entre 34 y 61 días con temperaturas menores a 0 °C en el periodo de floración.

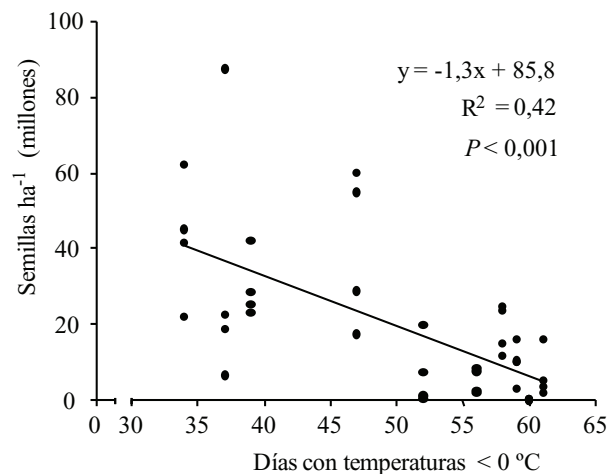


Figura 4. Relación entre la producción de semillas ha⁻¹ de *N. antarctica* y número de días con temperaturas del aire menores a 0 °C durante el periodo previo a la floración (junio-agosto) del año anterior.

Relationship between seed production (seeds ha⁻¹) and days with air temperature bellow 0 °C during previous flowering period (June-August).

Cuadro 2. Porcentajes (media \pm desviación estándar)[#] de semillas llenas y viables de *N. antarctica* en tres clases de sitio durante 5 y 4 años de medición, respectivamente.

Sound and viable seeds percentages of *Nothofagus antarctica* (average \pm standard deviation)[#] grown at three site classes during 5 and 4 years of measurements, respectively.

Clase de sitio	Semillas llenas					Semillas viables			
	2004	2005	2006	2007	2008	2005	2006	2007	2008
II	21 \pm 9	45 \pm 18	35 \pm 12	61 \pm 21	42 \pm 14	23 \pm 10	10 \pm 3	24 \pm 9	21 \pm 9
IV	39 \pm 9	58 \pm 22	15 \pm 8	42 \pm 14	38 \pm 9	25 \pm 10	5 \pm 3	19 \pm 5	14 \pm 6
V	33 \pm 15	20 \pm 8	25 \pm 6	27 \pm 10	63 \pm 17	13 \pm 3	5 \pm 3	10 \pm 4	48 \pm 18

[#]Sin diferencias significativas entre sitios (prueba no paramétrica de Kruskal- Wallis; $P < 0,05$).

[#]Kruskal Wallis analysis ($P < 0.05$); ns: not significant.

Cuadro 3. Porcentajes de germinación (media \pm desviación estándar) de semillas de *N. antarctica* provenientes de tres rodales ubicados en distintas clases de sitio durante cinco años de muestreo.

Germination percentages of seeds of *Nothofagus antarctica* stands grown at three site classes during five years of measurements.

Clase de sitio	2004	2005	2006	2007	2008
	(n = 5)	(n = 4)	(n = 4)	(n = 3)	(n = 4)
II	0,4 \pm 0,9	0,5 \pm 1,0 b	2,5 \pm 0,6 b	7,0 \pm 2,6 a	5,5 \pm 2,1 b
IV	2,0 \pm 1,4	1,5 \pm 1,0 b	4,5 \pm 1,1 a	9,3 \pm 4,0 a	1,6 \pm 0,5 c
V	2,8 \pm 1,8	10,5 \pm 4,4 a	1,9 \pm 0,5 b	0,6 \pm 1,0 b	43,0 \pm 4,9 a
	ns	*	*	*	**

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas entre clases de sitio: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ns: no significativo.

Different letters in the same column indicates significant difference among site classes: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, ns: not significant.

Regeneración. Debido a que no se encontraron diferencias en la incorporación de plántulas entre las parcelas con y sin protección para ganado, los datos se presentan como el promedio de las cuatro parcelas indistintamente. En el año 2006 hubo incorporación de plántulas sólo en el rodal de clase de sitio II (10.000 plántulas ha⁻¹), sin supervivencia al final del periodo de crecimiento. En cambio, en el año 2008 hubo regeneración en los rodales de clases de sitio II y V con 5 mil y 180 mil plántulas por hectárea, respectivamente. En el rodal de clase de sitio IV no hubo incorporación de plántulas en ninguno de los años estudiados.

El establecimiento de plántulas fue independiente de la producción de semillas de cada clase de sitio y año, siendo en general muy bajo con un máximo de 180.000 plántulas ha⁻¹ en el rodal de clase de sitio V el año 2008. Esto correspondería sólo a un 0,5 % del total de las semillas producidas y al 1,1 % de la germinación máxima alcanzada para dicho sitio en condiciones de laboratorio. Asimismo, la supervivencia de plántulas al final del periodo de crecimiento fue también muy baja, con valores de 5 mil y 35.000 plántulas ha⁻¹ en las clases de sitio II y V, respectivamente.

DISCUSIÓN

La gran variabilidad en la producción de semillas entre años ha sido documentada también en otros *Nothofagus* spp. sudamericanos (Marchelli y Gallo 1999, Frangi et

al. 2004, Donoso et al. 2006b). En ellos se ha logrado establecer cierta periodicidad cíclica entre años de alta producción de semillas, cuya duración o magnitud dependería de cada especie, las condiciones ambientales del lugar (humedad, temperatura, viento, exposición, etc.), factores bióticos (insectos o enfermedades) y aspectos genéticos (Marchelli y Gallo 1999). Sin embargo, no se conocían hasta el momento datos de este tipo para *N. antarctica*, existiendo solo un antecedente en Tierra del Fuego donde se evaluó la floración y producción de semillas durante un año en bosques de esta especie bajo distinto uso (Soler Esteban et al. 2010). En este sentido, en el presente estudio no fue posible vislumbrar tal periodicidad en ninguno de los rodales estudiados. Se debe tener presente que es muy probable que cinco años de mediciones no sean suficientes para esta especie o que, como concluyeron Herrera et al. (1998), las variaciones en la semillación de especies leñosas no respondan a patrones temporales cíclicos dada la complejidad del proceso. Por otro lado, también se pudo apreciar gran variabilidad en la producción anual de semillas (figura 3) con una tendencia a mayores producciones en los sitios de mejor calidad (II y IV). No obstante, destaca la alta producción de semillas en clase de sitio V en el año 2008, con 40 millones de semillas por hectárea. Este rodal está ubicado en el límite con la estepa patagónica en condiciones más adversas de balance hídrico (mayor evapotranspiración) (Bahamonde et al. 2009).

El comportamiento de gran variabilidad en la

producción de semillas entre años y sitios también ha sido documentado para otros *Nothofagus spp.* en un amplio rango de condiciones ambientales (Wardle 1970, Allen 1987, Alley *et al.* 1998, Marchelli y Gallo 1999).

Los resultados obtenidos sugieren que la distribución temporal de la caída de semillas (figura 3B) es independiente de su producción total para los sitios estudiados. Estos picos de caída de semillas durante algún mes en particular estarían controlados por los tiempos de floración de los árboles (Manson 1974), que en este caso ocurren entre mediados de septiembre y octubre. Este comportamiento de patrón estacional de caída de semillas es similar para *N. pumilio* en Tierra del Fuego (Martínez Pastur *et al.* 2004) y para otros *Nothofagus spp.* no sudamericanos (Wardle 1970, Manson 1974).

El rango de valores encontrados en peso de mil semillas (figura 3C) se encuentra dentro de los valores documentados en otros estudios realizados para la especie en latitudes más septentrionales (Donoso y Cabello 1978, Premoli 1991), pero inferiores a *N. pumilio* y otros *Nothofagus spp.* (Allen 1987, Beggs 1999, González *et al.* 2008). Por otro lado, el tamaño de las semillas resulta independiente de la producción de las mismas y no se correlaciona con su posterior germinación, encontrándose diferencias entre sitios sólo en dos de los años evaluados (2004 y 2008), donde las semillas del rodal con calidad de sitio V son comparativamente más pesadas que las de los otros rodales (figura 3C). Marchelli y Gallo (1999) reportan resultados similares en cuanto a la interacción entre poblaciones y años, al evaluar el tamaño de semillas de *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. *et* Mil. en el norte de Patagonia argentina, y atribuyen dichos resultados a variaciones genéticas e influencias ambientales.

Los porcentajes de semillas llenas y viables encontrados están en el rango de los reportados por Soler Esteban *et al.* (2010), quienes determinaron valores de viabilidad entre 13 y 21 % en bosques de *N. antarctica* en Tierra del Fuego, y son relativamente altos en comparación con los encontrados por Premoli (1991) para la especie, cuyo valor máximo de semillas viables fue de 13 %. Probablemente esta diferencia en viabilidad tenga relación con la alta producción de semillas encontrada en este trabajo y su correlación positiva con la cantidad de semillas llenas y viables. En este sentido, Cuevas (2000) reportó mayor cantidad de semillas llenas y viables en años de mayor producción para bosques de *N. pumilio* creciendo a distintas altitudes en Tierra del Fuego. Estas correlaciones positivas entre producción y calidad de semillas podrían estar favorecidas por factores bióticos como daño por insectos o aves (Martínez Pastur *et al.* 2008), que podrían verse relativamente minimizados en años de altas producciones de semillas.

Más allá de la variabilidad en semillas llenas y viables, los valores encontrados de germinación en general no superan el 10 %, confirmando datos bibliográficos sobre la baja germinación que presenta *N. antarctica* (Donoso

y Cabello 1978, Premoli 1991) comparada con la de otros *Nothofagus spp.* sudamericanos (Donoso y Cabello 1978, Ordóñez 1986, Acevedo y Urrea 2002). Excepcionalmente, el rodal de calidad de sitio V presenta alta germinación en el año 2008 (cuadro 3), siendo la mayor para la especie de acuerdo a la bibliografía existente, y coincide con su máxima producción de semillas (figura 3A). Como era esperable, la germinación presenta alta correlación positiva con la viabilidad de las semillas.

La relación significativa entre la producción de semillas y el número de días con temperaturas del aire bajo cero entre junio y agosto (previo a la floración) (figura 4) tendría su fundamento fisiológico en que una mayor cantidad de días con temperaturas muy bajas en el periodo de vernalización inhibiría la ulterior floración (Salisbury y Ross 1992) con la consecuente menor producción de semillas. En este sentido Soler Esteban *et al.* (2010) encontraron menor producción de flores masculinas en bosques de *N. antarctica* bajo uso silvopastoril en comparación con bosques primarios en Tierra del Fuego, lo cual atribuyen a temperaturas más adversas en los rodales bajo uso silvopastoril. No obstante, se considera que esta información del presente trabajo debe ser mantenida sólo como hipótesis para posteriores investigaciones, ya que no se ha medido floración en este estudio.

Los valores de incorporación de plántulas son inferiores a los encontrados por Tejera *et al.* (2005) en un bosque de *N. antarctica* en la provincia de Chubut (Argentina), quienes encontraron valores de incorporación de 2.000 a 8.500.000 plántulas ha⁻¹. Teniendo en cuenta que las plántulas de *Nothofagus spp.* se establecen mejor bajo condiciones moderadamente altas de luz (Veblen *et al.* 1996), la alta cobertura de copas de los rodales estudiados (cuadro 1) podría ser una de las causas de esta baja incorporación de plántulas. Este efecto del nivel de luz sobre la regeneración de *N. antarctica* ha sido documentado en otros estudios en la Patagonia argentina (Tejera *et al.* 2005, Peri *et al.* 2006a) que encontraron mayor número de incorporación de plántulas en bosques con menor cobertura arbórea; se reportan rangos de 0 a 275.000 plántulas ha⁻¹ en bosques con coberturas de copas de 80 % y de 350 a 600 mil plántulas por hectárea para los mismos sitios con coberturas de copa de 50 %. Sin embargo, existen otros antecedentes para *N. pumilio* que indican que esa especie tiene establecimiento de plántulas independientemente del nivel de luz en el límite xérico de su distribución en el noroeste de la Patagonia argentina (Heinemann *et al.* 2000).

De manera similar a lo encontrado en este trabajo, Tejera *et al.* (2005) y Peri *et al.* (2006a) reportan baja o nula supervivencia de plántulas en bosques de *N. antarctica* bajo distintos usos. En este sentido, varios autores informan que para *N. pumilio* la humedad del suelo sería un factor determinante en la instalación y supervivencia de plántulas (Rusch 1992, Cuevas 2000, Heinemann *et al.* 2000, Tercero-Bucardo *et al.* 2007), lo

cual podría explicar en parte los resultados obtenidos en este trabajo considerando que en los sitios evaluados las precipitaciones no superan los 800 mm anuales.

Si se considera que, en general, la especie tendría una alta mortalidad de individuos en los primeros 10 años (Donoso *et al.* 2006a), los valores encontrados en estos rodales no garantizarían su continuidad en el tiempo a través de la regeneración por semillas. Esto confirmaría la alta dependencia que tiene la especie de la regeneración vegetativa (Veblen *et al.* 1996, Donoso *et al.* 2006a), independientemente de que su producción de semillas sea alta. En este mismo sentido, existen antecedentes que indican que en la Patagonia argentina *N. antarctica* puede rebrotar desde las raíces después de eventos de incendios en la zona ecotonal con la estepa (Donoso *et al.* 2006a).

CONCLUSIONES

La producción de semillas de *N. antarctica* varió entre años mostrando los rodales de clases de sitio más altas (II y IV) una tendencia a producir mayor cantidad de semillas que en el sitio de menor calidad (V). En los cinco años de medición no se aprecia una respuesta cíclica en la producción de semillas como se ha visto en otros *Nothofagus spp.*

En general, la germinación de semillas de *N. antarctica* es baja comparada con la de otros *Nothofagus spp.* sudamericanos, independientemente de la cantidad y tamaño de las mismas.

A pesar de la muy baja o nula supervivencia de plántulas encontradas en este trabajo es necesario continuar con este tipo de mediciones para tener una idea más acertada acerca de la potencial continuidad del estrato arbóreo a través de la regeneración por semillas.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a: Daniel Ledesma, Fernando Coleahue, Alejandro Ojeda, Sabrina Billoni y Javier Szewczuk por su aporte en la recolección y procesamiento de muestras; a Santiago Fernández por permitir la realización de este trabajo en los sitios estudiados.

REFERENCIAS

- Acevedo S, C Urra. 2002. Caracterización de procedencias en la etapa de viverización de *Nothofagus alessandri* Espinosa (ruil) y *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser (hualo). Seminario de Título Ingeniería Forestal. Talca, Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Católica del Maule. 76 p.
- Alauzis MV, MJ Mazzarino, E Raffaele, L Roselli. 2004. Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecology and Management* 192: 131-142.
- Allen RB. 1987. Ecology of *Nothofagus menziesii* in the Catlins Ecological Region, South-east Otago, New Zealand (I) Seed production, viability, and dispersal. *New Zealand Journal of Botany* 25(11): 5-10.
- Alley JC, BM Fitzgerald, PH Berben, SJ Haslett. 1998. Annual and seasonal patterns of litter-fall of hard beech (*Nothofagus truncata*) and silver beech (*Nothofagus menziesii*) in relation to reproduction. *New Zealand Journal of Botany* 36(33): 453-464.
- Bahamonde HA, PL Peri, G Martínez Pastur, V Lencinas. 2009. Variaciones microclimáticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en dos Clases de Sitio en Patagonia Sur. In Primer congreso silvopastoril, Posadas, Misiones, Argentina mayo de 2009. Actas. p. 289-296.
- Beggs JR. 1999. Comparison of the quality of red and silver beech (*Nothofagus*) seeds in Nelson Lakes National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 37(33): 495-501.
- Collado L. 2001. Los Bosques de Tierra del Fuego. Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la Provincia. *Multequina* 10: 1-16.
- Cuevas JG. 2000. Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* 88(5): 840-855.
- Daniel PW, UE Helms, FS Baker. 1982. Principios de silvicultura. 2da ed. México DF, México. McGraw Hill. 492 p.
- Donoso C, A Cabello. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales* 1(2): 31-41.
- Donoso C. 2006. Floración, fructificación y semillación. In Donoso Zegers C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. p. 21-28.
- Donoso C, L Steinke, A Premoli. 2006a. *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. In Donoso Zegers C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. p. 401-410.
- Donoso P, C Donoso, C Navarro, B Escobar. 2006b. *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. In Donoso Zegers C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. p. 423-432.
- Frangi JL, MD Barrera, J Puigdefábregas, PF Yapura, AM Arambarri, L Richter. 2004. Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. In Arturi M, J Frangi, JF Goya eds. Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina. La Plata, Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. 88 p.
- Gallo E, MV Lencinas, PL Peri. 2004. Desarrollo de sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica*. Biodiversidad en firantales. Consultado 20 abr. 2009. Disponible en <http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/PBVyAP/File/A3/PIARFON%20BAP/Biodiversidad%20ire.pdf>.
- González ME, C Donoso Z, P Ovalle, G Martínez-Pastur. 2006. *Nothofagus pumilio* (Poep. et Endl) Krasser. In Donoso Zegers C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. p. 486-500.
- Heinemann K, T Kitzberger, T Veblen. 2000. Influences of gap

- microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30(1): 25-31.
- Herrera CM, P Jordano, J Guitián, A Traveset. 1998. Annual Variability in Seed Production by Woody Plants and the Masting Concept: Reassessment of Principles and Relationship to Pollination and Seed Dispersal. *The American Naturalist* 152(4): 576-594.
- ISTA (International Rules for Seed Testing). 1999. Internacional Seed Association Rules. *Seed Science and Technology* 27: 50-52.
- Lemmon P. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry* 55: 667-668.
- Lencinas MV, G Martínez Pastur, JM Cellini, R Vukasovic, PL Peri, MC Fernández. 2002. Incorporación de la altura dominante y clase de sitio a ecuaciones estándar de volumen para *Nothofagus antarctica*. (Forster f.) Oersted. *Bosque* 23(2): 5-17.
- Livacic-Rojas P, G Vallejo, P Fernández. 2006. Procedimientos estadísticos alternativos para evaluar la robustez mediante diseños de medidas repetidas. *Revista Latinoamericana de Psicología* 38: 579-598.
- Manson BR. 1974. The life history of silver beech (*Nothofagus menziesii*). *Proceedings of the New Zealand Ecological Society* 21: 27-31.
- Marchelli P, LA Gallo. 1999. Annual and geographic variation in seed traits of Argentinean Populations of southern beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. *Forest ecology and Management* 121(3): 239-250.
- Martínez Pastur G, MC Fernández, PL Peri. 1994. Variación de Parámetros estructurales y de composición del sotobosque para bosques de *Nothofagus pumilio* en relación a gradientes ambientales indirectos. *Ciencias Forestales* 9: 11-22.
- Martínez Pastur G, A Saenz, SM Rivera, JM Cellini, A Moretto, MV Lencinas, E Gallo, M Villareal. 2004. Aspectos relacionados con la regeneración del bosque intervenido mediante distintos tipos de corta. Proyecto. Alternativas de Manejo Sustentable para el Manejo Forestal Integral de los bosques de Patagonia. Consultado 16 feb. 2009. Disponible en <http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/PBVyAP/File/A3/PIARFON%20BAP/Regeneracion%20lenga.pdf>.
- Martínez Pastur G, MV Lencinas, PL Peri, JM Cellini. 2008. Flowering and seeding patterns in unmanaged and manager *Nothofagus pumilio* south Patagonian forests. *Forstarchiv* 79: 60-65.
- Mascareño A. 1987. Evaluación de ensayos de semillación y regeneración de Lengua (*Nothofagus pumilio* Poepp. et Endl. Krasser) bajo diferentes tratamientos a la cama de semillas en la reserva forestal Trapananda, Coyhaique, XI Región. Tesis Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 95 p.
- Moore RP. 1966. Tetrazolium tests for diagnosing causes for seed weaknesses and for predicting and understanding performance. In *Proceedings of the Association of Official Seed Analysts of North America* 56. p. 70.
- Moretto A, J Escobar, PL Peri, R Taier. 2006. Producción, descomposición y mineralización en bosques de *Nothofagus antarctica* con uso silvopastoril en Tierra del Fuego. In *Actas XXII Reunión Argentina de Ecología (ASAE)*. Córdoba, Argentina, agosto de 2006. p. 270.
- Navarro Cerrillo RM, M Rosenfeld, J Pérez Aranda, E Padrón, JR Guzmán, R Hernández Clemente, L González. 2008. Evaluación de la mortalidad de bosques de ñirre (*Nothofagus antarctica*) en la Patagonia chilena mediante imágenes Landsat TM y ETM+. *Bosque* 29(1): 65-73.
- Ordóñez A. 1986. Germinación de las tres especies de *Nothofagus* siempreverdes (Coigües) y variabilidad en la germinación de procedencias de Coigüe común (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.). Tesis Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 144 p.
- Peri PL. 2004. Bosque nativo. In González L, Rial P eds. Guía geográfica interactiva de Santa Cruz. Buenos Aires, Argentina. Editorial Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. p. 43-47.
- Peri PL, MV Sturzenbaum, L Monelos, E Livraghi, R Christiansen, A Moreto, JP Mayo. 2005. Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Patagonia Austral. In *Actas III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano*. Corrientes, Argentina septiembre de 2005. CD-ROM.
- Peri PL, LH Monelos, HA Bahamonde. 2006a. Evaluación de la continuidad del estrato arbóreo en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* bajo uso silvopastoril con ganado ovino en Patagonia Sur, Argentina. In *Actas IV Congreso Latinoamericano de Agroforestería para la Producción Pecuaria Sostenible*. Varadero, Cuba, octubre de 2006. p. 87-92.
- Peri PL, V Gargaglione, G Martínez Pastur. 2006b. Dynamics of above- and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 233: 85-99.
- Peri PL, HA Bahamonde, LH Monelos, G Martínez Pastur. 2008. Producción de Hojarasca en Bosques Primarios y bajo Manejo Silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en la Provincia de Santa Cruz, Argentina. In *Segunda reunión sobre Nothofagus en la Patagonia*, EcoNothofagus 2008. Esquel, Argentina. p. 149-155.
- Premoli A. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst del noroeste andino patagónico. *Bosque* 12(2): 53-59.
- Pulido F, M Díaz. 2005. Regeneration of Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Ecoscience* 12: 92-102.
- Ramírez C, M Correa, H Figueroa, J San Martín. 1985. Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el sur de Chile. *Bosque* 6(2): 55-73.
- Rosenfeld JM, RM Navarro Cerrillo, JR Guzman Alvarez. 2006. Regeneration of *Nothofagus pumilio* (Poep. et Endl) Krasser forest after five years of seed tree cutting. *Journal of Environmental Management* 78 : 44-51.
- Rusch V. 1992. Principales limitantes para la regeneración de la lenga en la zona N.E. de su área de distribución. Variables ambientales en claros del bosque. In *Actas del Seminario de Manejo Forestal de la Lengua y Aspectos Ecológicos Relacionados*. Esquel. Argentina. Vol. Nº 8. p. 61-73.
- Salisbury FB, CW Ross. 1992. Plant Physiology. California, USA. Wadsworth Publishing Company. 682p.
- Soler Esteban R, G Martínez Pastur, MV Lencinas, PL Peri. 2010. Flowering and seeding patterns in primary, secondary and silvopastoral managed *Nothofagus antarctica* forests in

- South Patagonia. *New Zealand Journal of Botany* 48(2): 63-73.
- Soto J. 2004. Clima. In González L y Rial P eds. Guía geográfica interactiva de Santa Cruz. Buenos Aires, Argentina. Editorial Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. p. 25-28.
- Tejera L, N Hansen, M Fertig. 2005. Efecto de la cobertura arbórea y del pastoreo vacuno sobre el establecimiento de la regeneración de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. In Actas III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Corrientes, Argentina, septiembre de 2005. CD-ROM.
- Tercero-Bucardo N, T Kitzberger, TT Veblen, E Raffaele. 2007. A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *Journal of Ecology* 95:771-779.
- Veblen TT, C Donoso, T Kitzberger, AJ Rebertrus. 1996. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. In Veblen TT, RS Hill, J Read eds. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. London, England. Yale University Press. p. 293-353.
- Wardle J. 1970. The Ecology of *Nothofagus solandri*. *New Zealand Journal of Botany* 8: 571-608.
- Wardle J. 1984. The New Zealand Beeches: ecology, utilisation and management. Wellington, New Zealand. New Zealand Forest Service. 437 p.

Recibido: 11.06.10

Aceptado: 28.09.10